INTRODUÇÃO ÀS PLANTAS VASCULARES E DIVISÃO PSILOPHYTA.

META

A presente aula tem por meta o estudo das plantas vasculares iniciando-o pela divisão Psilophyta.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

conhecer as principais características que definem as plantas vasculares e os constituintes da Divisão Psilophyta.

PRÉ-REQUISITO

Conhecimento básico sobre a origem das plantas e as adaptações desta ao ambiente terrestre.



Acima, uma foto de uma Psilophyta. (Fontes: http://upload.wikimedia.org)

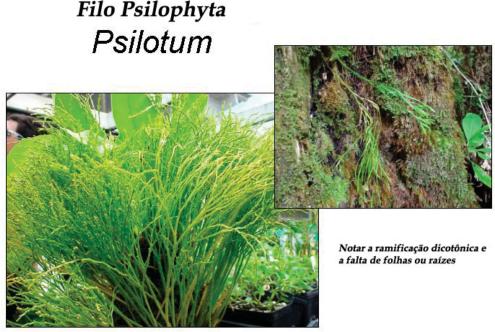
INTRODUÇÃO

Na aula anterior vimos que as briófitas e as plantas vasculares compartilham várias características importantes e que juntos estes dois grupos de plantas – ambas com embriões multicelulares – formam uma linhagem monofilética, as embriófitas. E como já discutido foi levantado a hipótese de que esta linhagem teve origem a partir de um organismo semelhante ao gênero de algas verdes Coleochaete ou Chara.

Tanto as briófitas quanto as plantas vasculares possuem um ciclo de vida basicamente similar, no qual ocorre alternância de gerações heteromórficas, ou seja, o gametófito e o esporófito são morfologicamente diferentes. No entanto, as briófitas diferem por apresentarem um gametófito geralmente maior e de vida livre e um esporófito que está permanentemente ligado ao gametófito parental, do qual é nutricionalmente dependente enquanto as plantas vasculares possuem esporófitos maiores que os gametófitos e de vida livre.

Assim como as briófitas as plantas vasculares apresentam características comuns às algas verdes, tais como: presença de clorofilas a e b, substância de reserva amilácea, parede celular com celulose, presença de gametas flagelados e reprodução oogâmica.

Nesta aula, discutiremos primeiramente as características gerais da evolução das plantas vasculares, as quais estão ligadas à vida na terra, e a organização do corpo destas plantas. Além de descrevermos as plantas vasculares sem sementes, as pteridófitas.



EVOLUÇÃO DAS PLANTAS VASCULARES

As plantas vasculares primitivas consistiam de eixos ramificados dicotomicamente (divididos em duas partes iguais), nos quais faltavam folhas e raízes. Com a especialização evolutiva, várias diferenças surgiram no corpo da planta, levando a diferenciação de raízes, caule e folhas, os órgãos da planta.

O conjunto de raízes forma o sistema radicular, que fixa a planta e absorve água e sais minerais do solo.

O caule e folhas juntos formam o sistema caulinar, com os caules originando órgãos fotossintetizantes especializados, as folhas, dispostas para a captura da luz solar.

Os diferentes tipos de células da planta estão organizados em tecidos e os tecidos estão em sistemas de tecidos. Três sistemas de tecido ocorrem em todos os órgãos da planta: o dérmico, vascular e fundamental. O sistema dérmico forma a cobertura externa do corpo da planta. O sistema vascular compreende os tecidos condutores, o xilema e o floema, e está imerso no sistema fundamental.

OS TECIDOS VASCULARES

O crescimento primário pode ser definido como aquele crescimento que ocorre relativamente próximo às extremidades da raiz e caule. Ele se inicia nos meristemas apicais e está envolvido principalmente com o aumento em comprimento do corpo da planta, frequentemente o crescimento vertical da planta.

Além do crescimento primário, muitas plantas passam por um crescimento adicional que aumenta em espessura o caule e a raiz, o crescimento secundário. Ele resulta da atividade de meristemas laterais, um dos quais, o cambio vascular, produz tecidos vasculares secundários conhecidos como xilema secundário e floema secundário. A produção do tecido vascular secundário é comumente complementada pela atividade de um segundo meristema lateral, o câmbio da casca, que forma a periderme, a qual é constituída principalmente por súber. A periderme substitui a epiderme como sistema dérmico da planta. Os tecidos vasculares secundários e a periderme compõem o corpo secundário da planta.

O crescimento secundário surgiu no período Devoniano médio, há cerca de 380 milhões de anos, em vários grupos de plantas vasculares não relacionadas.

Os tecidos vasculares primários, xilema primário e floema primário, e, em algumas plantas, uma coluna central de tecido fundamental conhecida como medula constituem o cilindro central, ou estelo, da raiz ou do caule no corpo primário da planta. São reconhecidos vários tipos de estelos, entre eles o protostelo, o sifonostelo e o eustelo.

O protostelo é o mais simples e mais primitivo tipo de estelo, consiste em um cilindro sólido de tecidos vasculares no qual o floema circunda o xilema ou está disperso dentro dele. Ele é encontrado nos grupos extintos de plantas vasculares sem sementes, bem como em Psilotales e licófitas (compostas principalmente por licopódios) e nos caules jovens de alguns outros grupos atuais. Além disso, esse é o tipo de estelo encontrado na maioria das raízes.

O sifonostelo é o tipo de estelo encontrado nos caules da maioria das espécies de plantas vasculares sem sementes, é caracterizado por uma medula central circundada por um tecido vascular. O floema pode formar-se somente na parte externa do cilindro de xilema ou em ambos os lados.

O eustelo é o tipo de estelo no qual o cilindro vascular primário é constituído por um sistema de feixes isolados em torno de uma medula, ocorre em quase todas as plantas com sementes. Estudos comparativos de plantas vasculares atuais e fósseis sugerem que o eustelo das plantas com sementes evoluiu diretamente de um protostelo.

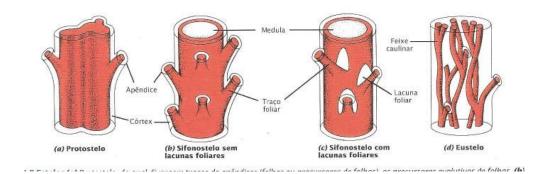


Figura 1. Tipos de estelos. (a) Protostelo, do qual divergem traços de apêndices (folhas ou precursores de folhas); (b) Sifonostelo sem lacunas foliares sem lacunas foliares; (c) Sifonostelo com lacunas foliares encontrado nas samambaias; (d) Eustelo, encontrado em quase todas as plantas com sementes (Extraído de Raven et al. 2007).

ORIGEM E EVOLUÇÃO DAS FOLHAS

As folhas são os principais apêndices laterais do caule. Independentemente do seu tamanho e estrutura final, elas se originam como protuberâncias (primórdios foliares) do meristema apical do sistema caulinar.

Sob a perspectiva evolutiva, existem dois tipos de folhas – microfilos e megafilos.

Os microfilos são geralmente folhas relativamente pequenas, que contêm apenas um único feixe de tecido vascular. Os microfilos estão tipicamente associados com caules protostelos e são características das licófitas. Os traços foliares dos microfilos não estão associados com lacunas, e existe apenas uma única nervura em cada folha.

De acordo com diferentes teorias, microfilos podem ter evoluído como protuberâncias laterais superficiais do caule ou da esterilização de esporângios de ancestrais de Lycophyta. De acordo com a teoria de Enação, os microfilos iniciam-se como pequenos apêndices semelhantes a escamas ou espinhos, chamados enações, desprovidos de tecido vascular. Gradualmente, desenvolveram-se traços foliares rudimentares, que inicialmente chegavam apenas até a base da enação. Finalmente, os traços foliares se estenderam por toda a enação, resultando na formação do microfilo primitivo.

Parece provável que os megafilos evoluíram a partir de um sistema inteiro de ramos por meio de uma série de passos. As primeiras plantas tinham um eixo dicotomicamente ramificado sem folhas e sem distinção entre eixos e megafilos. Ramificações desiguais resultaram em ramos com crescimento mais intenso, que "sobrepujavam" os ramos com crescimento menor. Os ramos laterais com crescimento menor, subordinados, representaram o início das folhas, e as porções com crescimento mais intenso se tornaram eixos semelhantes a caule. Isso foi seguido por um achatamento ou aplanamento dos ramos laterais. O passo final foi a fusão ou entrelaçamento dos ramos laterais separados para formar a lâmina primitiva.

A teoria Telomática de Zimmermann (1990) baseia em um modelo de reconstrução fóssil a partir de uma planta primitiva denominada Rhynia. Segundo esta teoria o corpo primitivo de uma planta vascular pode ser dividido em partes chamadas mesoma e teloma. Os telomas são representados pelas dicotomias, enquanto os mesomas seriam as partes intermediárias. O conjunto seria o sistema telômico. A planta é presa ao substrato por rizomas e apresenta um único cordão central de feixes vasculares maciços. S esporângios desenvolvem-se nos ápices dos telomas férteis.

Segundo a teoria telomática, as megafilas teriam evoluído a partir da redução do eixo telomático, seguido pela planação e fusão dos eixos, com posterior crescimento de tecido intercalar, formando uma lâmina foliar multinervada.

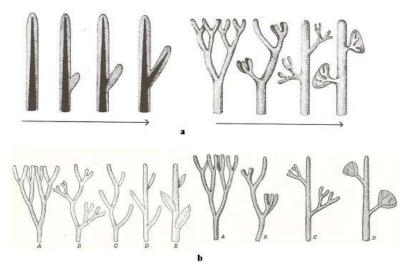


Figura 2. Evolução de microfilos e megafilos segundo as Teorias Telomática e de Enação. (a) Teoria de Enação (Extraído de Raven et al. 2007) e em (b) Teoria Telomática (Extraído de Smith 1987).

EVOLUÇÃO DOS SISTEMAS REPRODUTIVOS

Como mencionado acima, todas as plantas vasculares são oogâmicas, ou seja, elas possuem grandes oosferas imóveis e pequenos anterozoides que nadam ou são conduzidos até a oosfera. Além disso, possuem uma alternância de gerações heteromórficas, no qual o esporófito é maior e estruturalmente muito mais complexo do que o gametófito. A oogamia é claramente favorecida nas plantas, já que apenas um dos tipos de gametas deve ir em direção ao outro no ambiente hostil, externamente à planta.

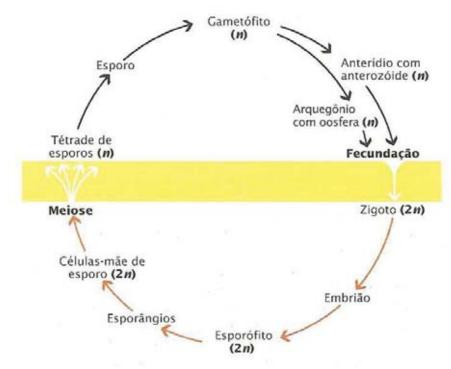


Figura 3. Ciclo de vida geral de uma planta vascular. (Extraído de Raven et al. 2007).

As primeiras plantas vasculares produziam apenas um tipo de esporo como resultado da meiose, denominadas homosporadas. Entre as plantas vasculares atuais, a homosporia é encontrada em quase todas as pteridófitas. Esta é claramente a condição basal da qual a heterosporia evoluiu.

Quando germinam esses esporos têm o potencial de gametófitos bissexuados, isto é, gametófitos que produzem tanto anterídios quanto arquegônios.

A heterosporia é a produção de dois tipos de esporos em dois tipos diferentes de esporângios. Ocorre em algumas das Lycophyta, em umas poucas samambaias e em todas as plantas com sementes. A heterosporia originou-se várias vezes em grupos não relacionados durante a evolução das plantas vasculares.

Os dois tipos de esporos são chamados de micrósporos e megásporos e são produzidos em microsporângios e megasporângios, respectivamente. Os dois tipos de esporos são definidos com base na função e não neces-

sariamente no tamanho relativo. Microsporângios dão origem a gametófitos masculinos (microgametófitos) e megasporângios dão origem a gametófitos femininos (megagametófitos). Estes gametófitos unissexuados são muito reduzidos em tamanho quando comparados com os gametófitos de plantas vasculares homosporadas. Outra diferença é que, em plantas heterosporadas, o gametófito se desenvolve no interior do envoltório formado pela parede do esporo (desenvolvimento endospórico), enquanto que em plantas homosporadas os gametófitos se desenvolvem fora do envoltório da parede do esporo (desenvolvimento exospórico).

PLANTAS VASCULARES SEM SEMENTES (PTERIDÓFITAS)

No decorrer da evolução, as Pteridófitas representaram o primeiro grupo que efetivamente conquistou o ambiente terrestre. A hipótese mais aceita para a origem das plantas vasculares é que essas teriam surgido de formas aquáticas herbáceas. Vários foram os problemas enfrentados pelos organismos na ocupação do ambiente terrestre, tais como: obtenção de água ("solucionados" através das raízes e sistemas condutores); conservação da água (através da cutícula e estômatos); sustentação e transporte (presença de lignificação e tecidos condutores); superfície de assimilação de luz e trocas gasosas, que foi aumentada em função do aparecimento de folhas.

Por longos anos as pteridófitas têm sido vistas como grupo natural de plantas, sendo caracterizadas por serem criptogâmicas, ou seja, possuírem órgãos de reprodução sexuada não vistosos, escondidos em (criptas) ao contrário das fanerógamas, que possuem órgãos sexuais vistosos (fanero = flores).

As características que permitem distinguir as pteridófitas das briófitas são as seguintes: presença de tecidos condutores (xilema e floema), presença de lignina nas partes aéreas das células (que confere rigidez ao vegetal), revestimento de cutícula em todas as partes aéreas do corpo da planta, geração esporofítica dominante e permanente.

As pteridófitas são morfologicamente bastante diversificadas. As quatro divisões consideradas por alguns autores, foram propostas com base na morfologia dos aparelhos esporíferos (produtores de esporos). Assim Psilophyta distingue-se por apresentar aparelho esporífero na forma de sinângios (esporângios com paredes concrescidas); Equisetophyta, com estróbilos formados a partir de esporofilos modificados em lâmina peltada, chamada esporangióforo, a qual porta de 6-8 esporângios na face inferior; Lycophyta, que também possui estróbilos, porém estes são formados por esporófilos pouco diferenciados, que portam em geral um esporângio na face interna; e Pterophyta, com aparelhos esporíferos na forma de soros

(plantas homosporadas) ou esporocarpos (plantas heterosporadas).

Nas pteridófitas a geração permanente é o esporófito (diploide) enquanto o gametófito (haploide) é transitório e independente, sendo uma planta fotossintetizante, extremamente reduzida e unicamente destinada a produzir gametas.

MORFOLOGIA BÁSICA DO ESPORÓFITO

Morfologicamente o esporófito é uma planta ramificada, com raiz, caule e folhas, sendo todos os órgãos vascularizados.

DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DOS CAULES

Os caules geralmente são rizomas com morfologia variada, podendo ser aéreo, aquático ou subterrâneo, apresentando-se coberto por pelos ou escamas. Anatomicamente podem ser do tipo prostélico (sem medula) ou sifonostélico (com medula).

DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DAS FOLHAS

As folhas podem ser de dois tipos: microfilas ou megáfilas. As microfilas são folhas simples com apenas uma nervura central, que nunca se ramifica. Esse tipo de folha ocorre em Lycophyta, Psilophyta e Equisetophyta, enquanto que, as megáfilas apresentam uma nervura central de onde partem as nervuras secundárias laterais, que podem ser livres, bifurcadas ou reticuladas (anastomosadas). Folhas megáfilas ocorrem em Polypodiopsida e Marattiopsida.

CLASSIFICAÇÃO MORFOLÓGICA DAS FOLHAS

As folhas podem ser simples ou compostas, apresentando grande variação morfológica, podendo haver dois tipos de folhas no mesmo indivíduo (heterofilia). As folhas no seu conjunto podem ser chamadas de frondes. Aquelas que transportam esporângios (folhas férteis) são denominadas de esporófilos, enquanto aquelas que não transportam, são chamadas de folhas vegetativas ou estéreis.

O tipo de folha simples ou composta, bem como, a estrutura do limbo (forma de dissecção), são caracteres taxonômicos importantes, para a distinção de espécies.

TIPOS DE APARELHOS ESPORÍFEROS

Existem diversos tipos de aparelhos esporíferos em pteridófitas, os quais são taxonomicamente importantes para a separação das divisões. As folhas que apresentam aparelho esporíferos são denominadas de folhas férteis ou esporófilos.

Os diversos tipos de aparelhos esporíferos servem para distinguir as divisões de pteridófitas e são assim denominados:

- Sinângio: esporângios concrescidos (ocorre em Psilophyta);
- Estróbilo: esporângios reunidos em espigas (ocorre em Lycophyta e Sphenophyta);
- Soros: esporângios reunidos em grupos regulares (ocorrem em Pterophyta);
- Esporocarpos: esporângios em estruturas globosas com parede resistente (ocorre em Pterophyta aquática).

CLASSIFICAÇÃO DOS ESPORÂNGIOS QUANTO À ONTOGENIA

Os esporângios são classificados em eusporângios e leptosporângios. Nas plantas eusporangiadas, eles se desenvolvem a partir de uma série de células, sua parede possui mais de uma camada de células e produzem de centenas a milhares de esporos.

Nas leptosporangiadas, eles se desenvolvem a partir de uma única célula inicial, são pequenos, com apenas uma camada de células na parede (lepto = fino), possuem um ânulo na maior parte dos casos diferenciado longitudinalmente e produzem poucos esporos, geralmente até 64.

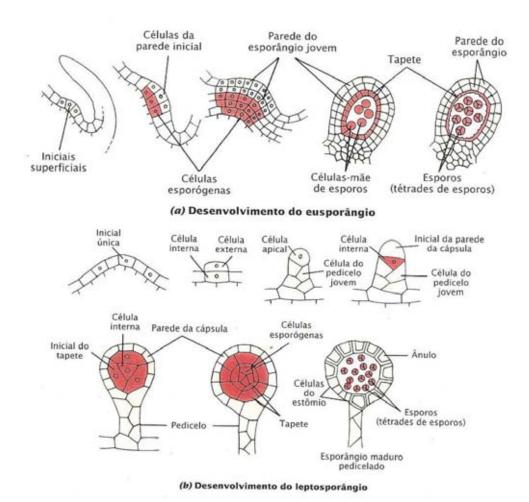


Figura 4. Desenvolvimento e estrutura dos dois tipos de esporângios de samambaias - Eusporângio e Leptosporângio. (a) o eusporângio origina-se de uma série de céuluas parentais ou iniciais superficiais. Cada esporângio desenvolve uma parede com duas ou mais camadas de espessura e um grande número de esporos; (b) o leptosporângio origina-se de uma única célula inicial, que primeiro produz o pedicelo e então a cápsula. Cada leptosporângio dá origem a um número relativamente pequeno de esporos (Extraído de Raven et al. 2007).

DIVISÃO PSILOPHYTA

(grego psilos = nu + phyton = planta)

CARACTERÍSTICAS BÁSICAS

- Caule vascularizado e fotossintetizante;
- Ausência de raízes (presença de rizoides unicelulares);
- Ausência de folhas (presença de escamas);
- Esporângios terminais reunidos em sinângios;
- Homosporados (um único tipo de esporos);
- Gametófito cilíndrico aclorofilado.

MORFOLOGIA

A divisão Psilophyta compreende os vegetais vasculares atuais mais simples, possuindo esporófito de tamanho relativamente pequeno quando comparado às demais pteridófitas, sendo constituído por caule cilíndrico, fotossintetizante, com ramificação dicotômica regular, com uma porção basal por onde se fixa e uma parte aérea, com folhas escamiformes, tipo microfilas, cuja lâmina é bifurcada, de disposição alterna. Anatomicamente os caules apresentam cilindro vascular do tipo protostélico, com cilindro central maciço, sem formação de medula. A fixação do esporófito dá-se pela base, com auxílio de rizóides e associação micorrízica, não apresenta raiz.

REPRODUÇÃO E HISTÓRICO DE VIDA

Os esporângios ocorrem ao longo de todo o caule, na axila das folhas escamiformes. São formados a partir da concrescência de 2 ou 3 esporângios, cujas paredes se unem para formar uma única estrutura globoide chamada sinângio. Os esporângios são do tipo eusporângios e formam-se a partir de um grupo de células que vão originar uma parede pluriestratificada, espessada. A partir da meiose das células internas, formam-se os esporos, que após germinação irão formar os gametófitos.

O ciclo de vida de um Psilotum é do tipo homosporado. Ao germinarem os esporos irão formar os gametófitos monoicos, que são cilíndricos, diminutos e aclorofilados. Apesar de ser totalmente aclorofilado é independente, vivendo em associação simbiótica com um fungo ficomiceto. Ao amadurecerem produzem numerosos anterídios e arquegônios superficiais. Os anterozoides são multiflagelados e produzidos em grande número. Ao amadurecerem os anterídios abrem-se para liberar os anterozoides que devem se locomover até a oosfera para promover a fecundação. Com a formação do zigoto, os embriões nutrem-se a partir dos tecidos do gametófito, que é consumido rapidamente.

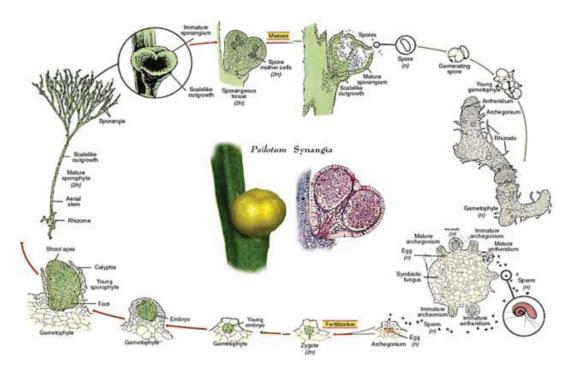


Figura 5. Ciclo de vida de Psilotum. (Extraído de Raven et al. 2007).

CLASSIFICAÇÃO

Apresenta uma classe Psilotopsida, uma ordem Psilotales e uma família Psilotaceae. A família Psilotaceae apresenta dois gêneros atuais, Psilotum e Tmesipteris, o primeiro característico de regiões tropicais e o segundo nativo da Nova Zelândia e Austrália e outras regiões do sul do pacífico. Embora muitos autores considerem esta divisão a mais primitiva dentre as pteridófitas, recentemente foi sugerido que ela seria derivada a partir de pterófita, em função da existência de representantes desse grupo (ex. Stromatopteris), cujos gametófitos apresentam morfologia semelhante e também são saprófitas com esporófitos sem raízes ou com raízes pouco diferenciadas e não funcionais, entre outras características. Entretanto, esta teoria não foi completamente aceita por muitos botânicos em função das muitas características distintas entre estes representantes e Psilotum.

CONCLUSÃO

Como você pode notar as plantas vasculares primitivas consistiam de eixos ramificados dicotomicamente (divididos em duas partes iguais), nos quais faltavam folhas e raízes. Com a especialização evolutiva, várias diferenças surgiram no corpo da planta, levando a diferenciação de raízes, caule e folhas, os órgãos da planta. Com isso surgiram outras características adaptativas à vida no ambiente terrestre e maior especiação das plantas, como os tipos de estelos reconhecidos, entre eles o protostelo, o sifonos-

telo e o eustelo; as folhas que são os principais apêndices laterais do caule e independentemente do seu tamanho e estrutura final, elas se originam como protuberâncias (primórdios foliares) do meristema apical do sistema caulinar, que sob a perspectiva evolutiva podem ser de dois tipos de folhas – microfilos e megafilos. Além da evolução da heterosporia a partir da homosporia. Nas pteridófitas uma especialização ocorreu na origem de dois tipos de esporângios, os eusporângios e os leptosporângios.

RESUMO

Neste capítulo explanamos sobre a evolução das plantas vasculares, identificando os principais eventos características gerais da evolução das plantas vasculares, as quais estão ligadas à vida na terra, e a organização do corpo destas plantas. Foram descritos os principais tipos de estelos presentes nos diferentes grupos de plantas vasculares, bem como as duas teorias para a origem das folhas e os tipos de folhas presentes nas plantas; a evolução dos sistemas reprodutivos, desde plantas homosporadas a heterosporadas, com a presença de micrósporos e megásporos. Além de descrevermos as plantas vasculares sem sementes, as pteridófitas, e caracterizarmos a divisão Psilophyta.



ATIVIDADES

Visto o conteúdo, vamos realizar um exercício aplicando os conceitos estudados nesta aula.

- 1. Diferencie uma planta homosporada de uma heterosporada e uma planta eusporangiada de uma leptosporangiada.
- 2. Quais as características adaptativas apresentadas pelas pteridófitas que também ocorrem nas briófitas?
- 3. Cite as características que permitem identificar um esporófito de pteridófita.
- 4. Como se pode distinguir um esporófito de uma pteridófita do esporófito de uma briófita?



PRÓXIMA AULA

Na próxima aula faremos continuaremos o estudo das plantas vasculares sem sementes, as pteridófitas, e faremos a caracterização geral das divisões Arthrophyta, Lycopodophyta e Pterophyta.



AUTOAVALIAÇÃO

Antes de passar para o próximo capítulo faça uma pesquisa sobre as plantas vasculares em livros, internet, entre outras fontes, além de observar o possível crescimento destas no ambiente em que mora, tentando identificar as partes constituintes da planta estudadas neste capítulo.

REFERÊNCIAS

BOLD, H.C. 1972. O reino vegetal. Editora Edgard Blucher Ltda. EDUSP, São Paulo. 189p.

GIFFORD, E.M. & FOSTER, A.S. 1996. Morphology and evolution of vascular plants. 3ed. W.H. Freeman and Company, New York. 626p.

JOLY, A.B. 1987. Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. 8ed. Companhia Editora Nacional, São Paulo. 777p.

LEEDALE, G.F. 1974. How many are the kingdoms of organisms? Taxon 23: 261-270.

MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K.V. 2001. Cinco reinos: um guia ilustrado dos filos da vida na Terra. 3a ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

OLIVEIRA, E.C. 1996. Introdução à Biologia Vegetal. EDUSP, São Paulo. 224p.

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. 2007. Biologia Vegetal. 7ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 728p.

SCAGEL, R.F., BANDONI, R.J, MAZE, J.R., ROUSE, G.E., SCHO-FIELD, W.B., STEIN, J.R. 1982. Plantas no Vasculares, Editora Omega S.A. SMITH, G.M. 1987. Botânica Criptogâmica. II volume. Briófitas e Pteridófitas. 4ed. Fundação Calouste Gulbekian, Lisboa. 386p.